

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA – PPG-ENT

ASSEMBLEIA DE BORBOLETAS FRUGÍVORAS (LEPIDOPTERA,
NYMPHALIDAE) EM DIFERENTES ESTRATOS FLORESTAIS AO
LONGO DE UM GRADIENTE TOPOGRÁFICO NA AMAZÔNIA
CENTRAL

LISSANDRA VIANA MEIRELES

Manaus, Amazonas

Junho, 2025

LISSANDRA VIANA MEIRELES

ASSEMBLEIA DE BORBOLETAS FRUGÍVORAS (LEPIDOPTERA,
NYMPHALIDAE) EM DIFERENTES ESTRATOS FLORESTAIS AO
LONGO DE UM GRADIENTE TOPOGRÁFICO NA AMAZÔNIA
CENTRAL

ORIENTADOR: Dr. FABRICIO BEGGIATO BACCARO
COORIENTADORA: DRA. ISABELA FREITAS OLIVEIRA

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de
Pesquisas da Amazônia como parte dos requisitos
para obtenção do título de Mestre em Ciências
Biológicas, área de concentração em
Entomologia.

Manaus, Amazonas

Junho, 2025

BANCA EXAMINADORA

Dissertação aprovada como requisito para obtenção do título de mestre em Ciências Biológicas, em área de concentração em Entomologia, no Programa de Pós-Graduação em Entomologia do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, pela comissão formada pelos doutores:

Dr. Daniell Rodrigo Rodrigues Fernandes

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

Dra. Gilcélia Melo Lourido

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

Dr. Rafael Magalhães Rabelo

Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá - IDSM

Ficha catalográfica

Catálogo na Publicação (CIP-Brasil)

M514a Meireles, Lissandra Viana

Assembléia de borboletas frugívoras (Lepidoptera, Nymphalidae) em diferentes estratos florestais ao longo de um gradiente topográfico na Amazônia Central. / Lissandra Viana Meireles; orientador Fabricio Beggiato Baccaro; coorientadora Isabela Freitas Oliveira. - Manaus : [s.l.], 2025.

1,07 mb

43 p. : il. color.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós-Graduação em Entomologia) - Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2025.

1. Topografia. 2. Estrutura de comunidades. 3. Diversidade de borboletas..
I. Baccaro, Fabricio Beggiato. II. Oliveira, Isabela Freitas. III. Título.

CDD 595.78

Sinopse: Este estudo investigou como as variáveis topoedáficas (altitude, inclinação e granulometria do solo) e a composição da vegetação influenciam a riqueza, abundância e composição das assembleias de borboletas frugívoras em florestas de terra firme na Amazônia central, ao longo de um gradiente topográfico e entre estratos florestais do sub-bosque e dossel.

Palavra-chave: Topografia; Estrutura de comunidades; Diversidade de borboletas.

Dedico aos meus pais, Silvia e Francinei, e ao meu amado felino, Meninja. Vocês foram a fonte de inspiração e perseverança nessa caminhada.

AGRADECIMENTOS

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, pela oportunidade de cursar esse mestrado e abrir as portas ao mundo fascinante da pesquisa.

A Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM), pela concessão da bolsa de estudo, a FAPEAM faz parte da minha vida desde o Programa Ciência na Escola (PCE) e através desse projeto eu pude iniciar minha vida no meio científico.

Ao Programa de Pesquisa Ecológica de Longa Duração - Impactos Antrópicos na Floresta Amazônica (PELD-IAFA), pelo apoio financeiro que possibilitou a realização desta pesquisa.

Ao Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio) e ao Instituto de Ciência e Tecnologia de Estudos Integrados da Biodiversidade Amazônica (CENBAM) pelo apoio logístico durante a execução da pesquisa e disponibilização dos dados referentes às variáveis ambientais.

Ao Programa de Apoio à Pós-Graduação (PROAP) – CAPES, pelo apoio financeiro recebido para realização da coleta desta pesquisa.

Ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia, pela oportunidade de aprofundar meus conhecimentos sobre o mundo dos insetos.

Aos meus orientadores Dr. Fabricio Beggiato Baccaro e Dra. Isabela Freitas Oliveira, por terem me aceitado e me acolhido sem ao menos conhecer esta pessoa que vinha lá do interior do Amazonas, querendo trabalhar com um grupo que apesar de lindo e maravilhoso ainda é carente de mais amazonenses raiz para falar de borboletas na Amazônia. Eu lembro que disse a vocês que passei por grandes dificuldades na minha graduação, com o apoio de vocês eu pude ter confiança no meu trabalho e estiveram sempre me auxiliando, ou seja, vocês são exemplos como pessoa e como orientadores. Vou guardar sempre com carinho toda a conversa e auxílio que recebi de vocês nesses anos. Fabricio, um profissional excepcional, sempre sorridente e descontraído nos momentos que pensei que ia dar tudo errado, principalmente na análise de dados que eu estava mais perdida que cego em tiroteio, ele é o fera. A Isa, o que eu posso dizer, uma profissional excepcional que eu tenho orgulho de dizer que é minha orientadora. Me ensinou tanta coisa sobre borboletas seja na identificação ou sobre a história natural, claro puxou minha orelha sempre que preciso e foi necessário. Ela só tem um defeito, é Garantido rsrsr... mas, isso é de menos! Obrigada aos dois por tudo!

A Dra. Gilcélia Lourido, uma especialista maravilhosa em Lepidoptera de forma geral, sempre esteve me apoiando e me ajudando sempre que precisei. Ao Dr. Márton Graça, que deu apoio no início do projeto e compartilhou seus conhecimentos sobre a Ducke.

A minha família, em especial aos meus pais Silvia e Francinei. Sem vocês, eu tenho certeza de que não estaria aqui. Vocês foram comigo coletar no meu TCC em época de pandemia, acordávamos cedinho para não sermos pegos e multados. Agora vocês foram o pilar central no mestrado, me apoiando de todas as formas e tirando de mim toda angústia e medo que tive quando vim para Manaus sozinha, quem vem do interior para cidade grande sabe o misto de sentimento.

Aos meus avós, Argemiro e Waldorina que toda vez que eu os vejo sempre tem aquele aconchego que só nossos avós podem dar. Aos meus tios Elias, Cilene e Edilce pelo apoio, as minhas primas Paula e Lenny, nosso grupinho da fofoca foi alívio em dias difíceis.

Ao meu gato “Meninja”, ele aqueceu meu coração nos momentos de dificuldade, foi difícil ficar esse tempo longe dele, mas saber que ele estava bem foi combustível para enfrentar tudo. E claro a “Byce”, minha velinha e a “Quênia” essa capetinha, me deram momentos de grande felicidade.

A minha turma de mestrado de 2023, conhecidos como a turma sorridente da Entomologia. Ao povo que riu na disciplina de Entomologia Geral, quem não sabe sobre a história da árvore da Maria que o prof. Dr. Zé Albertino atropelou? Sempre nos apoiamos desde o começo, comemorando o aniversário do outro ou um churrasco na casa da Maria, sempre foram momentos bons.

Aos meus colegas do LaBoA (o laboratório que não existe formalmente, mas que está em nossos corações), Fernanda, Iago, Mayara, Kamila, Alex e Diana pessoas boas demais e que me rendeu momentos de descontração.

A Izabel Oliveira, minha parceira desde o início do mestrado. Nos apoios mutuamente, compartilhamos nossos momentos de alegria e tristeza durante o mestrado, ela foi comigo comprar os materiais e na primeira coleta. Isso jamais esquecerei, eu não tenho palavras para agradecer tudo que ela fez e o que representou nesse mestrado, uma amizade que vou levar para vida.

Ao Gio D’Angelo, que também foi um amigo que o mestrado me deu e compartilhou momentos de felicidade e tristeza nesse mestrado, o apoio foi sempre mútuo!

A Maria, que eu posso dizer, mulher incrível que veio lá da tríplice fronteira e só veio trazendo alegria, não tem um encontro que eu não tenha um momento de gargalhada e de apoio.

Ao “Flexa”, que para mim sempre será Seu Francisco, tamanho o respeito e gratidão que eu tenho por ele. Pessoas como Seu Francisco que merecem ser exaltadas, pois sem eles não existe pesquisa na Amazônia, sem ele isto aqui não existira. É um senhor com um conhecimento enorme sobre a Amazônia e que eu tive o privilégio de absorver um pouquinho desse conhecimento. Foi um prazer passar dias com o senhor na Ducke conversando sobre tudo e principalmente ouvindo música no rádio. Quando adoeci ele tomou a frente da coleta no meu lugar juntamente com Seu José, isso jamais esquecerei!

Ao “Junior”, que para mim será sempre Seu José, pois também tenho um grande respeito e gratidão. Assim como seu Francisco, ele também merece ser exaltado pois de suas mãos que a pesquisa na Amazônia é realizada. Meu profundo agradecimento por tudo, foi conosco na coleta mesmo quando estava doente e ficou fascinado com as borboletas e me ensinou também sobre tantos outros grupos, é um cara de conhecimento fascinante. Obrigada demais por tudo, e por todas as conversas, histórias e risadas nos momentos difíceis no meio do mato morrendo de tanto subir ladeira!

Ao Francisco Xavier, mas conhecido como Chico, é Caprichoso e uma pessoa maravilhosa e única. Me recebeu de braços abertos na Entomologia e me guiou nesse mundo novo. Com ele nunca teve momento ruim, sempre me apoiou e me ajudou em tudo que foi preciso, ele é um dos caras que merecem ser reconhecidos por toda a contribuição na pesquisa sobre a Amazônia.

A secretária Lindaura Maués, pela paciência em resolver meus pepinos burocráticos e me auxiliar em todas as dúvidas que necessitei apesar de ser uma pessoa extremamente ocupada, ela é um dos pilares da entomologia.

Ao meu melhor amigo Marcelo Camarão, vem me aturando desde o ensino médio e veio acompanhando minha jornada. Tantas conversas boas, tantos momentos bons, só tenho a agradecer por tudo, foi muito importante durante essa jornada.

A Marcia e João, pessoas maravilhosas que só tenho a agradecer por acreditarem em mim e sempre tiveram uma palavra de sabedoria e aconchego, estão longes, mas sempre os levo no meu coração.

Ao meu companheiro Rogério, que chorou e deu gargalhadas comigo nesses dois anos, como ele sempre brinca “o preste ou não preste”. Amo você um cadinho.

Aos seres da natureza que me acompanharam na Ducke e me protegeram durante toda a coleta, quem respeita a natureza recebe o mesmo de volta.

Por fim, a todos que contribuíram indiretamente para que essa pesquisa fosse realizada.

“É interessante contemplar uma ribanceira coberta por plantas de todos os tipos, com pássaros cantando nos arbustos e vários insetos voando e vermes rastejando pela terra úmida, e refletir que essas formas elaboradamente construídas, tão diferentes umas das outras e dependentes entre si de um modo tão complexo, foram todas produzidas por leis que atuam à nossa volta.”

Charles Darwin (1859)

RESUMO

A Amazônia abriga uma vasta diversidade de ecossistemas, especialmente as florestas de terra firme, que representam aproximadamente 84% da cobertura florestal da região. Apesar de parecer homogênea, essas florestas apresentam grande variação topográfica. As áreas mais altas e bem drenadas (platôs) oferecem condições microclimáticas diferentes das áreas baixas (baixios) mais úmidas e próximas aos riachos. Essa variação de umidade e outros fatores relacionados podem afetar organismos que exploram diferentes estratos. Independentemente da topografia, o dossel das florestas apresenta condições contrastantes ao sub-bosque. O objetivo do presente estudo foi investigar como as assembleias de borboletas frugívoras estão estruturadas em diferentes estratos florestais ao longo de um gradiente topográfico na Amazônia central. A amostragem foi realizada entre junho e setembro de 2024 na Reserva Florestal Adolpho Ducke (Manaus - AM), em 30 parcelas distribuídas a cada 1 km. Em cada parcela, instalamos oito armadilhas atrativas do tipo Van Someren Rydon, posicionadas em pares no sub-bosque e no dossel (quatro por estrato), que permaneceram ativas por seis dias, totalizando 1440 armadilhas-dia de esforço amostral. Amostramos 90 indivíduos pertencentes a 29 espécies de borboletas frugívoras. A espécie mais abundante foi *Bia actorion* com 15 indivíduos coletados, Satyrinae foi a subfamília mais abundante na amostragem geral representando 45,56% do total de indivíduos, seguidas das subfamílias Charaxinae (30%), Biblidinae (12,2%) e Nymphalinae (12,2%). No sub-bosque, coletamos 65 indivíduos de 21 espécies, Satyrinae foi a subfamília mais abundante. No dossel, registramos 25 indivíduos de 15 espécies e Charaxinae foi a subfamília mais abundante. A curva de rarefação não atingiu uma assíntota, mas o sub-bosque foi relativamente mais bem amostrado, apresentando 80% de completude amostral, em comparação com os 60% do dossel. No sub-bosque, a abundância foi negativamente relacionada com a altitude ($p = 0,039$), enquanto no dossel a riqueza e abundância aumentaram com a altitude ($p = 0,037$) e o teor de areia no solo ($p = 0,027$). A composição de espécies variou entre os estratos ($p = 0,001$). No entanto, somente no sub-bosque essa composição foi influenciada pela altitude ($p = 0,015$; $R^2 = 0,072$) e pela inclinação do terreno ($p = 0,043$; $R^2 = 0,072$). A estratificação vertical da floresta exerce um papel central na estruturação da assembleia de borboletas, enquanto a topografia apresenta efeitos sutis e dependentes do estrato. No entanto, as variáveis analisadas explicaram pouco da variação observada, com valores de R^2 relativamente baixos nas regressões (Altitude: $R^2 = 0,072$ e inclinação: $R^2 = 0,072$), indicando que a extrapolação dos resultados deve ser feita com cautela.

Palavra-chave: Topografia; Estrutura de comunidades; Diversidade de borboletas.

ABSTRACT

The Amazon harbors a vast diversity of ecosystems, particularly terra firme forests, which account for approximately 84% of the region's forest cover. Although they may appear homogeneous, these forests exhibit significant topographic variation. Higher, well-drained areas (plateaus) provide distinct microclimatic conditions compared to lower, more humid areas (valleys) near streams. This variation in moisture and related factors can affect organisms that exploit different forest strata. Regardless of topography, the forest canopy presents conditions that contrast sharply with those of the understory. The main goal of the present study was to investigate how fruit-feeding butterfly assemblages are structured across different forest strata along a topographic gradient in central Amazonia. Sampling was conducted between June and September 2024 in the Adolpho Ducke Forest Reserve (Manaus – AM), across 30 plots spaced 1 km apart. In each plot, we installed eight Van Someren-Rydon bait traps, placed in pairs in the understory and canopy (four per stratum), which remained active for six days, totaling 1,440 trap-days of sampling effort. We sampled 90 individuals belonging to 29 species of fruit-feeding butterflies. The most abundant species was *Bia actorion*, with 15 individuals collected. Satyrinae was the most abundant subfamily overall, representing 45.56% of the total individuals, followed by Charaxinae (30%), Biblidinae (12.2%), and Nymphalinae (12.2%). In the understory, 21 species and 65 individuals were collected, with Satyrinae as the most abundant subfamily. In the canopy, 25 individuals representing 15 species were recorded, and Charaxinae was the most abundant subfamily. The rarefaction curve did not reach an asymptote in either stratum, but the understory was relatively better sampled, with 80% sample completeness compared to 60% in the canopy. In the understory, abundance was negatively related to altitude ($p = 0.039$). In contrast, in the canopy, richness and abundance increased with altitude ($p = 0.037$) and sand content ($p = 0.027$). Species composition differed between strata ($p = 0.001$). However, only in the understory was composition influenced by altitude ($p = 0.015$; $R^2 = 0.072$) and slope ($p = 0.043$; $R^2 = 0.072$). The vertical stratification of the forest plays a central role in structuring butterfly assemblages, whereas topography shows subtle, stratum-dependent effects. However, the analyzed variables explained only a small portion of the observed variation, with relatively low R^2 values in the regressions (Altitude: $R^2 = 0.072$; Slope: $R^2 = 0.072$), indicating that results should be extrapolated with caution.

Keywords: Topography; Community structure; Butterfly diversity.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	xiii
LISTA DE TABELAS	xiv
INTRODUÇÃO	15
OBJETIVO	18
Objetivo geral	18
Objetivo específico	18
MATERIAL E MÉTODOS	19
I. Área de estudo	19
II. Desenho amostral	19
III. Amostragem	20
IV. Variáveis ambientais.....	22
V. Análise de dados	23
RESULTADOS	25
I. Diversidade da comunidade de borboletas frugívoras.....	25
II. Influência das variáveis topográficas na riqueza e abundância das borboletas frugívoras	27
III. Composição das borboletas frugívoras em relação a topografia e aos estratos florestais	29
DISCUSSÃO	32
CONCLUSÃO	36
REFERÊNCIAS	37

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa topográfico da Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD), em Manaus, Amazonas, com círculos verdes destacando as 30 parcelas do PPBio/PELD utilizadas neste estudo.....	20
Figura 2. Esquema da distribuição das armadilhas (VSR) nas parcelas. O cano vermelho indica o início da parcela.	21
Figura 3. A) Curvas de rarefação do número de espécies em relação ao número de unidades amostrais por estrato. B) Curva de completude amostral por estrato florestal. As áreas sombreadas indicam o intervalo de confiança (95%)......	27
Figura 4. Relação entre a abundância de borboletas frugívoras do sub-bosque e (A) altitude e (B) teor de silte do solo. Os gráficos de parciais representam a relação entre cada variável preditora e a variável resposta, mantendo as demais constantes.	28
Figura 5. Relação entre a abundância de borboletas no dossel e (A) altitude e (B) teor de areia do solo. Os gráficos de parciais representam a relação entre cada variável preditora e a variável resposta, mantendo as demais constantes.	29
Figura 6. Análise de Coordenadas Principais (PCoA) da composição de borboletas frugívoras nos estratos do sub-bosque e dossel.	30
Figura 7. Ordenação das espécies de borboletas frugívoras e a abundância relativa no dossel e sub-bosque.	31
Figura 8. Distribuição da abundância de borboletas frugívoras no sub-bosque em relação às variáveis topográficas: A) Altitude, B) Inclinação do terreno.....	32

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Espécies de borboletas frugívoras coletadas na Reserva Florestal Adolpho Ducke e sua ocorrência nos estratos do sub-bosque e dossel, em ordem alfabética.....	25
Tabela 2. Resultados dos GLMs para a abundância de borboletas frugívoras no sub-bosque. O asterisco é sinal de significância.	27
Tabela 3. Resultados dos GLMs para a riqueza de borboletas frugívoras no sub-bosque.	28
Tabela 4. Resultados dos GLMs para a abundância de borboletas frugívoras no dossel. O asterisco é sinal de significância.	29
Tabela 5. Resultados da PERMANOVA para os efeitos da topografia e dos estratos verticais na composição de borboletas frugívoras. Asterisco indica significância estatística.	30
Tabela 6. Resultados da PERMANOVA para os efeitos de variáveis ambientais na composição de borboletas frugívoras no sub-bosque. Asterisco indica significância estatística.....	31
Tabela 7. Resultados da PERMANOVA para os efeitos de variáveis ambientais na composição de borboletas frugívoras no dossel.....	32

INTRODUÇÃO

O bioma Amazônia é extenso e heterogêneo, sendo formado por ecossistemas distintos (Steege *et al.*, 2010). A região abriga florestas inundadas sazonalmente por águas brancas (i.e., várzea) ou águas pretas (i.e., igapó) que variam em conteúdo de nutrientes (Junk *et al.*, 2020; Piedade *et al.*, 2020). Existem também campinas e campinaranas típicas da bacia do rio Negro, que apresentam solo arenoso e uma fisionomia variando de campos abertos a florestas com dossel baixo (Anderson, 1981). Essas formações apresentam diferenças marcantes de composição de espécies com áreas de enclave de cerrado, mais comuns a leste da Amazônia (Prance, 1996). Por fim, temos as florestas de terra firme, que ocupam a maior parte da Amazônia e não são afetadas pelo pulso de inundação. Essas florestas apresentam vegetação fechada e densa, com cerca de 84% de cobertura arbórea (Flores *et al.*, 2017). Por apresentar maior extensão territorial, as florestas de terra firme abrigam maior número de espécies quando comparado a outros ecossistemas amazônicos (Haugaasen e Peres, 2005; Julião, 2007; Pereira *et al.*, 2009; Oliveira *et al.*, 2021).

Apesar de parecer uniforme, especialmente quando vistas de cima, as florestas de terra firme apresentam variações topográficas marcantes. Elas são formadas por planaltos com áreas altas entremeadas por áreas baixas que se formaram a partir de processos geológicos ao longo do tempo (Sarges *et al.*, 2011). Sua topografia raramente apresenta elevações superiores a 200 m (Ribeiro *et al.*, 1999), mas essa variação em altitude é suficiente para modificar várias características físicas do solo. Nas regiões mais altas, denominadas de platôs, a predominância é de solo argiloso que muda gradativamente para solo arenoso nas regiões mais baixas, denominadas baixios (Chauvel *et al.*, 1987; Baccaro *et al.*, 2008). A concentração de nutrientes no solo também varia de acordo com a topografia. Nas áreas mais elevadas de platôs a quantidade de nitrogênio é mais alta em relação aos baixios, além de apresentarem menor produção de serrapilheira (Luizão *et al.*, 2004). Outro fator que difere nesses ambientes é a disponibilidade da água que está relacionada à capacidade de drenagem dos solos. Regiões próximas aos riachos apresentam menor potencial de drenagem em comparação com as regiões mais elevadas, de modo que a disponibilidade de água é maior nos baixios do que nos platôs (Rennó *et al.*, 2008).

A variação de microclima e condições edáficas associadas influenciam diretamente a composição de vários táxons. Por exemplo, a composição de plantas muda em relação a distância vertical da drenagem mais próxima, com 90% da mudança de composição ocorrendo

nas regiões do baixio e na parte mais baixa da vertente (área de inclinação entre o platô e baixio) (Schietti *et al.*, 2013). Essas áreas são diretamente afetadas pelas flutuações sazonais do lençol freático causadas pelo regime de chuvas (Schietti *et al.*, 2013). A abundância e ocorrência de vários táxons, como anuros, aves, morcegos e diversos invertebrados, também estão correlacionadas com as variáveis topográficas e edáficas (Barbosa *et al.*, 2002; Menin *et al.*, 2007; Oliveira *et al.*, 2009; Bueno *et al.*, 2012; Pereira *et al.*, 2019). Em um estudo com anuros de reprodução terrestre, a abundância das espécies foi significativamente associada a inclinação do terreno e ao teor de argila no solo, embora essa relação variou entre as espécies estudadas (Menin *et al.*, 2007). A abundância de espécies de morcegos depende da distância dos riachos. Morcegos frugívoros foram mais abundantes em áreas próximas a riachos devido a estruturação da vegetação proporcionada nesses ambientes de baixio. Já a abundância de morcegos animalívoros (que se alimentam de insetos) foi mais alta em ambientes distantes dos riachos (Pereira *et al.*, 2019). Dentre os invertebrados, determinadas espécies de formigas são encontradas em platôs ou em baixios por conta de microhabitats heterogêneos ocasionados pelos tipos de solo e estrutura da vegetação (Oliveira *et al.*, 2009). Como a composição e a estrutura da vegetação variam com a topografia, é possível que a diversidade de organismos herbívoros também acompanhe esse gradiente (Novotny *et al.*, 2002; Costa *et al.*, 2005).

Em florestas tropicais, as borboletas em estágio larval representam um grupo importante de herbívoros, sendo, em sua maioria, especialistas em suas plantas hospedeiras (Devries, 1985). Já as borboletas adultas são comumente agrupadas em duas guildas alimentares predominantes. As borboletas nectarívoras são visitantes florais que se alimentam principalmente de néctar (alguns grupos também consomem pólen), e pertencem a todas as famílias de borboletas (i.e., Hedylidae, Hesperidae, Papilionidae, Pieridae, Lycaenidae, Riodinidae e Nymphalidae). As borboletas frugívoras, por sua vez, alimentam-se principalmente de frutos fermentados, excrementos, exsudados de plantas e animais em decomposição, sendo representadas por quatro subfamílias de Nymphalidae: Satyrinae, Charaxinae, Biblidinae e Nymphalinae: Coeini (Devries, 1987; Freitas *et al.*, 2014). Esse grupo pode compreender entre 50 e 75% da riqueza total de Nymphalidae e sua diversidade está correlacionada com a diversidade total de borboletas (Brown, 2005; Ribeiro e Freitas, 2012). Além disso, a diversidade de borboletas também está correlacionada com fatores ambientais, como estrutura da vegetação influenciada pela presença de plantas hospedeiras e disponibilidade de recursos (Ferrer-Paris *et al.*, 2013; Graça *et al.*, 2015).

Além das diferenças alimentares e taxonômicas, a distribuição das borboletas frugívoras também é influenciada por gradientes microclimáticos. Especificamente, a composição das assembleias tende a se diferenciar fortemente entre os estratos verticais do sub-bosque e do dossel (Devries, 1988; Devries *et al.*, 1997). A morfologia de voo das borboletas que ocupam diferentes estratos também tende a se diferenciar, no qual espécies com corpo mais robusto e voo rápido são encontrados no dossel, enquanto espécies mais esguias e de voo mais lento predominam no sub-bosque, principalmente em relação as fêmeas (Graça *et al.*, 2017). Apesar de espacialmente próximos, esses estratos apresentam fatores bióticos e abióticos contrastantes (Basset *et al.*, 1992). Por exemplo, por ser mais exposto à radiação solar, o dossel é um ambiente mais quente e seco, além de ser a principal região de florescimento e frutificação (Dias-Lima *et al.*, 2002; Puig, 2008). Por outro lado, o sub-bosque apresenta um microclima mais ameno, com menor incidência de luz direta, maior umidade e menor variação térmica ao longo do dia (Ribeiro *et al.*, 1999; Puig, 2008).

Considerando que o gradiente topográfico é um preditor importante da estrutura de comunidades de diversos grupos taxonômicos nas florestas de terra firme, este estudo investigou as seguintes hipóteses: (1) a riqueza e a abundância de borboletas frugívoras são moduladas por variáveis topoedáficas, sendo maiores nos baixios, onde há condições microclimáticas mais estáveis, maior umidade e proximidade de corpos d'água; e (2) a composição das assembleias de borboletas frugívoras é determinada pela interação entre a topografia e a estratificação vertical da floresta, com as assembleias de borboletas do dossel variando menos ao longo do gradiente topográfico, em comparação com as assembleias de borboletas do sub-bosque.

OBJETIVO

Objetivo geral

- Compreender como as assembleias de borboletas frugívoras estão estruturadas em diferentes estratos florestais ao longo de um gradiente topográfico na Amazônia central.

Objetivo específico

- Verifica as relações entre as variáveis topoedáficas (inclinação e elevação do terreno, disponibilidade hídrica e granulometria do solo) e composição da vegetação com a riqueza, abundância e a composição de borboletas frugívoras ao longo de um gradiente topográficos.
- Investigar se existe interação entre as variáveis topoedáficas e estratos verticais na composição das assembleias de borboletas frugívoras.

MATERIAL E MÉTODOS

I. Área de estudo

Este trabalho foi realizado na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD) (02°55'03"01'S, 59°53'59"59'W), localizada ao norte da cidade de Manaus, no estado do Amazonas, Brasil (Figura 1). Esta região abriga principalmente florestas ombrófilas densa, composta por árvores altas e dossel fechado com o clima do tipo tropical úmido, umidade relativa do ar variando entre 75 e 86% e precipitação anual entre 1.750 e 2.500 mm (Baccaro *et al.*, 2008). O terreno é formado por ondulações e variações topográficas de 80 m entre as regiões mais altas e mais baixas (Ribeiro *et al.*, 1999). Mesmo em escala local, a topografia é bastante heterogênea, apresentando variações ambientais típicas das florestas de terra firme denominadas florestas de platô, vertente e baixio (Hopkins, 2005).

As florestas de platô crescem sobre solo argiloso (latossolo amarelo-álico) bem drenado e pobre em nutrientes (Chauvel, 1982). Nos platôs, a floresta apresenta árvores emergentes (Hopkins, 2005) que atingem em torno de 45 m (e.g., *Dinizia excelsa* Ducke, Fabaceae), e o seu sub-bosque é dominado por palmeiras aculeares (Ribeiro *et al.*, 1999). As características ambientais do platô contribuem para maior biomassa da floresta (Castilho *et al.*, 2006). As florestas de vertentes são áreas de transição entre as florestas de platô e baixio (Hopkins, 2005), com dossel atingindo de 25 a 35 metros de altura com poucas árvores emergentes. Como é uma região inclinada, apresenta características de vegetação similares com o platô nas partes mais altas e possui o solo arenoso, nas áreas mais baixas (Tello, 1995; Ribeiro *et al.*, 1999; Bispo *et al.*, 2007). As florestas de baixio ocorrem ao longo dos igarapés e, em decorrência da chuva, estão sujeitas as flutuações do nível do lençol freático (Hopkins, 2005). Essas áreas apresentam solo arenoso, úmido e frequentemente encharcado (Ribeiro *et al.*, 1999; Drucker *et al.*, 2008). A estrutura da vegetação dos baixios é formada por árvores com raízes superficiais, escoras ou adventícias (Porto *et al.*, 1976), com dossel relativamente baixo (de 20 a 30 m) e sub-bosque denso (Ribeiro *et al.*, 1999).

II. Desenho amostral

A reserva conta com um sistema padronizado de trilhas em forma de grade que dão acesso a 72 parcelas permanentes (Magnusson *et al.*, 2013). Destas, 30 parcelas são usadas ativamente pelo Programa de Pesquisas em Biodiversidade (PPBio) e pelo Projeto Ecológico de Longa Duração (PELD), e foram o foco deste trabalho (Figura 1). As parcelas estão a 1 km

uma das outras, além de estarem a mais de 1 km de distância da borda da reserva (Figura 1). Cada parcela tem 250 m de comprimento e segue a curva de nível do terreno para controlar efeitos topoedáficos ao longo da parcela (Magnusson *et al.*, 2005).

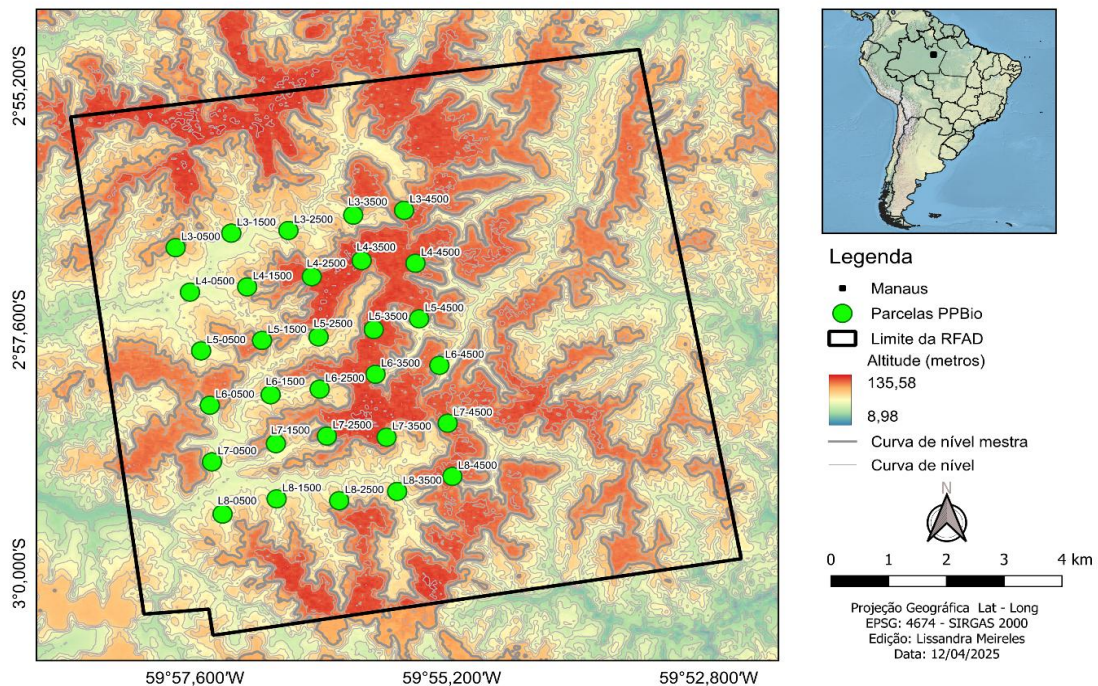


Figura 1. Mapa topográfico da Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD), em Manaus, Amazonas, com círculos verdes destacando as 30 parcelas do PPBio/PELD utilizadas neste estudo.

III. Amostragem

A amostragem foi realizada nas 30 parcelas do PPBio (Figura 1), com coletas realizadas entre julho e setembro de 2024. A amostragem ocorreu em grupos de 10 parcelas distribuídas em duas linhas da grade (por exemplo L3 e L4), sendo dois dias dedicados à instalação (um dia em cada linha – 5 parcelas) e 6 dias destinado à coleta. Em cada parcela, foram sobrepostas verticalmente oito armadilhas do tipo Van Someren-Rydon – VSR (Rydon, 1964), sendo quatro no sub-bosque a uma altura de 1,5 m do solo e quatro no dossel a 20 m de altura. As armadilhas do dossel foram instaladas com auxílio de estilingue e chumbada, para alcançar a copa das árvores e suspender as armadilhas (Figura 2). Cada par de armadilhas foi instalado a uma distância de 50 metros entre si, utilizando os piquetes disponíveis nas parcelas, e sua revisão foi realizada a cada 48 horas. Ao todo, foram instaladas 240 armadilhas atrativas, com um esforço amostral total de 1440 armadilhas-dia (8 armadilhas x 30 parcelas x 6 dias de coleta).

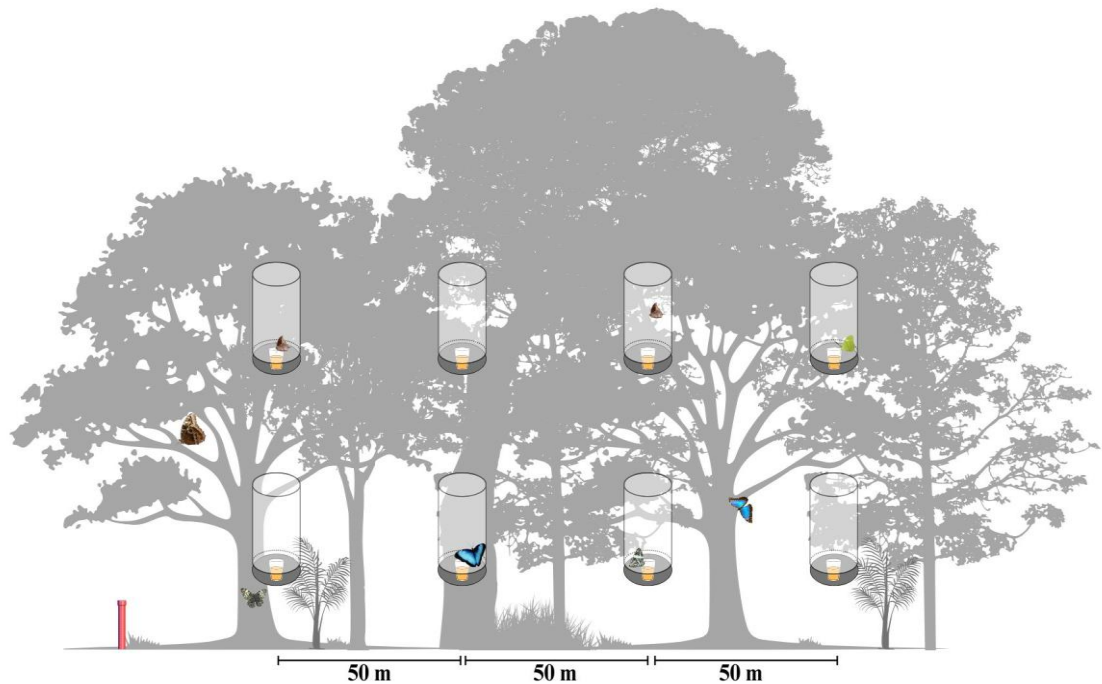


Figura 2. Esquema da distribuição das armadilhas (VSR) nas parcelas. O cano vermelho indica o início da parcela.

Em cada armadilha foi colocado um copo de 50 ml contendo isca atrativa, composta por uma mistura fermentada de caldo de cana e banana (Freitas *et al.*, 2014). A preparação da isca seguiu o protocolo de amostragem de borboletas frugívoras do ICMBio, no qual 3 kg de banana (pesada com casca) foram misturados a 1 litro de caldo de cana e fermentado por 48 horas antes do uso (Nobre *et al.*, 2014). Para garantir a eficácia da coleta, a isca foi trocada a cada 48h para manter o odor e atratividade para as borboletas.

Em campo, todos os indivíduos capturados nas armadilhas foram coletados e temporariamente armazenados em envelopes entomológicos em um recipiente contendo sílica em gel, para evitar a contaminação por fungos. Cada envelope foi identificado com informações do exemplar capturado, com uma identificação temporária (código – RAFAD01), data, parcela e estrato da armadilha. No laboratório, as borboletas foram acondicionadas em câmara úmida para serem montadas e etiquetadas. Cada indivíduo foi fotografado e identificado utilizando-se os trabalhos de revisão taxonômica, descrição e história natural dos indivíduos coletados (Vane-Wright, 1979; Bristow *et al.*, 1981; Llorente-Bousquets *et al.*, 1993; Willmott *et al.*, 2001; Willmott e Hall, 2004; Dias *et al.*, 2011; Gareca e Blandi, 2011; Dias *et al.*, 2012; Murillo-Hiller, 2012; Dias *et al.*, 2015; Ortiz-Acevedo *et al.*, 2017; Penz *et al.*, 2017; Nakahara *et al.*, 2021; Nieves-Urbe *et al.*, 2024, além do guia

eletrônico “Butterflies of America” (Warren *et al.*, 2024). Todo material foi depositado na Coleção de Invertebrados do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia- INPA.

IV. Variáveis ambientais

Usamos a 1) elevação do terreno, 2) inclinação do terreno, 3) granulometria do solo, 4) distância vertical da drenagem mais próxima ou HAND (do inglês, “*height above the nearest drainage*”) e 5) composição de árvores e palmeiras como variáveis preditoras das borboletas frugívoras.

A elevação do terreno foi mensurada por um topógrafo profissional usando teodolito Leica® T-100. Como as parcelas seguem a curva de nível do terreno, utilizamos a cota do início da parcela como medida da elevação em relação ao nível do mar. A inclinação do terreno foi medida em seis pontos ao longo de cada parcela usando um clinômetro Suunto® PM-5/360. Usamos o valor médio da inclinação por parcela. A granulometria do solo de cada parcela foi estimada baseado em seis amostras de solo e utilizado as amostras de 5 cm de profundidade. A determinação da granulometria seguiu o protocolo da Embrapa (Teixeira *et al.*, 2017). A elevação do terreno, inclinação do terreno e granulometria do solo foram coletadas por pesquisadores parceiros e estão disponíveis no site do PPBio, juntamente com mais detalhes sobre os métodos de coleta (<https://ppbio.inpa.gov.br/repositorio/dados>).

O HAND foi gerado a partir do Modelo Digital de Elevação (DEM) obtido da “Shuttle Radar Topography Mission” (SRTM) disponibilizado pela NASA. Valores altos de HAND, indicam maior o potencial de drenagem vertical, ou seja, mais distante o local está do lençol freático, enquanto valores próximos a zero indicam regiões com lençol freático próximo da superfície (Rennó *et al.*, 2008). O HAND utilizado também está disponível no site do PPBio (<https://ppbio.inpa.gov.br/repositorio/dados>).

A composição de árvores e palmeiras foi representada pelo primeiro eixo de uma Análise de Escalonamento Multidimensional não Métrico (NMDS) criada a partir da matriz de composição florística, utilizando a dissimilaridade de Bray-Curtis. As informações sobre a composição vegetal foram obtidas a partir do recenseamento realizado em 2021, como parte do monitoramento sistemático de longo prazo conduzido pelo projeto PELD (<https://peld.inpa.gov.br>). Esse monitoramento inclui dados padronizados de abundância e identidade taxonômica de árvores e palmeiras, permitindo a caracterização ambiental das parcelas amostradas.

V. Análise de dados

Para avaliar a suficiência amostral e a representatividade da comunidade de borboletas frugívoras nos diferentes estratos florestais, construímos curvas de rarefação e completude amostral baseadas na riqueza de espécies (Chao *et al.*, 2014). As curvas de rarefação permitem comparar a riqueza acumulada de espécies entre o sub-bosque e o dossel à medida que o esforço amostral aumenta, enquanto os gráficos de completude amostral indicam a proporção da diversidade coleta em relação a esperada em cada estrato. Calculamos os intervalos de confiança de 95% nas duas análises, que permitem avaliar a incerteza associada às estimativas. As análises foram realizadas com o pacote “iNEXT” (Hsieh *et al.*, 2024) no programa R, utilizando o argumento $q = 0$, que considera apenas a presença ou ausência das espécies, modelando diretamente a riqueza observada e estimada.

Para investigar a relação entre as variáveis topodáficas e a abundância e riqueza de borboletas frugívoras nos estratos do sub-bosque e dossel, ajustamos Modelos Lineares Generalizados (GLMs) com distribuição Gaussiana com todas as variáveis preditoras (elevação do terreno, inclinação do terreno, granulometria do solo, HAND e composição de árvores e palmeiras). Para cada variável resposta e estrato, foi aplicada a seleção de modelos *Stepwise* usando o Critério de Informação de Akaike (AIC) como critério de seleção. Modelos com $\Delta AIC < 2$ em relação ao modelo com menor AIC foram considerados igualmente plausíveis (Burnham e Anderson, 2002). Quando mais de um modelo foi igualmente parcimonioso ($\Delta AIC < 2$), optamos pelo modelo com menos variáveis preditoras. Em cada caso, a multicolinearidade entre preditores dos modelos mais plausíveis foi avaliada pelo Fator de Inflação da Variância (VIF), mantendo-se apenas variáveis com $VIF < 5$. As variáveis que compuseram os modelos finais (ex., altitude, silte e areia) foram representadas por gráficos de efeitos parciais, que ilustram a influência isolada de cada preditor na variável dependente, mantendo as demais variáveis constantes (Velleman e Welsch, 1981).

Para verificar se a topografia e os estratos florestais afetam a composição das assembleias de borboletas frugívoras de forma independente ou combinada, utilizamos uma Análise de Variância por Permutação (PERMANOVA). O modelo incluiu os ambientes topográficos, categorizados como platô e baixio, e o estratos florestais (sub-bosque e dossel). As parcelas com HAND < 12 m foram caracterizadas como baixios e o restante como platôs. Para visualização dos padrões de composição, usamos uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA), reduzindo a dimensionalidade da matriz de dissimilaridade de Bray-Curtis

aos dois primeiros eixos principais. Posteriormente, gráficos de ordenação foram criados para representar os padrões de composição ao longo do gradiente ambiental geral.

Para analisar como as variáveis topográficas (inclinação, altitude, HAND, areia, silte e argila) e a vegetação atuam sobre a composição das borboletas frugívoras utilizamos primeiramente a matriz de correlação de Pearson. Variáveis altamente correlacionadas ($r > 0,6$) foram excluídas, a fim de eliminar redundâncias e minimizar problemas de multicolinearidade. Em seguida usamos a PERMANOVA. Posteriormente, gráficos de ordenação foram criados para representar padrões de composição ao longo do gradiente ambiental no sub-bosque e dossel.

Todas as análises foram realizadas no programa R 4.4.3 (R Development Core Team, 2025). Utilizamos os pacotes estatísticos *vegan* (Oksanen *et al.*, 2025) e *Car* (Fox e Weisberg, 2019) para rodar as análises e o pacote *ggplot2* (Wickham, 2016), para fazer a maioria dos gráficos. Os gráficos de ordenação foram gerados usando a função “poncho” (Dambros, 2014).

RESULTADOS

I. Diversidade da comunidade de borboletas frugívoras

Foram coletados um total de 90 indivíduos pertencentes a 29 espécies de borboletas (Tabela 1). As espécies mais abundantes foram *Bia actorion* (Linnaeus, 1763) (15), *Tigridia acesta* (Linnaeus, 1758) (8), *Catoblepia xantus* Sichel, 1901 (6) e *Prepona claudina* (Godart, [1824]) (6), representando 40% da abundância das espécies coletadas, enquanto 13 espécies (14,44%) foram representadas por apenas um indivíduo. A subfamília Satyrinae foi a mais abundante, representando 45,56% do total de indivíduos registrados, seguida das subfamílias Charaxinae (30%), Biblidinae (12,2%) e Nymphalinae (12,2%). O sub-bosque concentrou a maior parte dos registros, com 65 indivíduos (72%) distribuídos em 21 espécies. Nesse estrato, a subfamília Satyrinae foi a mais abundante, com 61,5% dos indivíduos coletados. No dossel, foram registrados 25 indivíduos (28%) pertencentes a 17 espécies, com destaque para Charaxinae que respondeu por 68% da abundância nesse estrato.

Tabela 1. Espécies de borboletas frugívoras coletadas na Reserva Florestal Adolpho Ducke e sua ocorrência nos estratos do sub-bosque e dossel, em ordem alfabética.

Espécies	Sub-bosque	Dossel
Biblidinae	6	5
Ageroniini		
<i>Hamadryas arinome</i> (Lucas, 1853)	0	1
Epicaliini		
<i>Catonephele acontius</i> (Linnaeus, 1771)	2	1
<i>Nessaia obrinus</i> (Linnaeus, 1758)	3	1
Epiphilini		
<i>Temenis laothoe</i> (Cramer, 1777)	1	2
Charaxinae	10	17
Anaeini		
<i>Memphis glauca</i> (C. Felder & R. Felder, 1862)	0	1
<i>Memphis leonida</i> (Stoll, 1782)	0	3
<i>Memphis phantes</i> (Hopffer, 1874)	1	0
<i>Hypna clytemnestra</i> (Cramer, 1777)	3	1
<i>Siderone galanthus</i> (Cramer, 1775)	0	1
<i>Zaretis itys</i> (Cramer, 1777)	1	3
Preponini		
<i>Archaeoprepona demophon</i> (Hübner, [1814])	4	0
<i>Archaeoprepona meander</i> (Cramer, 1775)	0	1
<i>Prepona claudina</i> (Godart, [1824])	1	5

<i>Prepona laertes</i> (Hübner, [1811])	0	2
Nymphalinae	9	2
Coeini		
<i>Historis acheronta</i> (Fabricius, 1775)	0	1
Nymphalini		
<i>Colobura dirce</i> (Linnaeus, 1758)	1	0
<i>Tigridia acesa</i> (Linnaeus, 1758)	8	1
Satyrinae	40	1
Brassolini		
<i>Bia actorion</i> (Linnaeus, 1763)	15	0
<i>Catoblepia xanthus</i> Stichel, 1901	6	0
Morphini		
<i>Morpho achilles</i> (Linnaeus, 1758)	1	0
<i>Morpho helenor</i> (Cramer, 1776)	4	0
Satyrini		
<i>Chloreuptychia chlorimene</i> (Hübner, [1819])	2	0
<i>Megeuptychia antonoe</i> (Cramer, 1775)	0	1
<i>Pseudeuptychia herseis</i> (Godart, [1824])	1	0
<i>Pseudeuptychia marica</i> (Weymer, 1911)	1	0
<i>Pseudeuptychia rectilinea</i> (Brévignon, Rosant, Lamas & Willmott, 2019)	1	0
<i>Taygetis laches</i> Fabricius, 1793	3	0
<i>Taygetis sosis</i> Hopffer, 1874	5	0
<i>Trico tricolor</i> (Hewitson, 1850)	1	0
Abundância total	65	25

Como esperado, a curva de rarefação (Figura 3A) apresentou uma tendência crescente na riqueza de espécies de borboletas no sub-bosque e no dossel conforme o número de amostras aumenta. Apesar da diferença de espécies entre os estratos, a razão de acumulação de espécies foi relativamente similar. Além disso, as duas curvas não atingiram a assíntota, o que é evidenciado pela extrapolação. Embora as curvas de rarefação do sub-bosque e do dossel não tenham atingido um ponto de estabilidade na riqueza de espécies, o sub-bosque teve aproximadamente 80% das espécies do ambiente amostradas, enquanto o dossel apresentou uma menor cobertura amostral (~60%; Figura 3B). Isso resultou no maior intervalo de confiança do dossel em comparação ao sub-bosque, indicando maior variabilidade na estimativa de riqueza (Figura 3A, B).

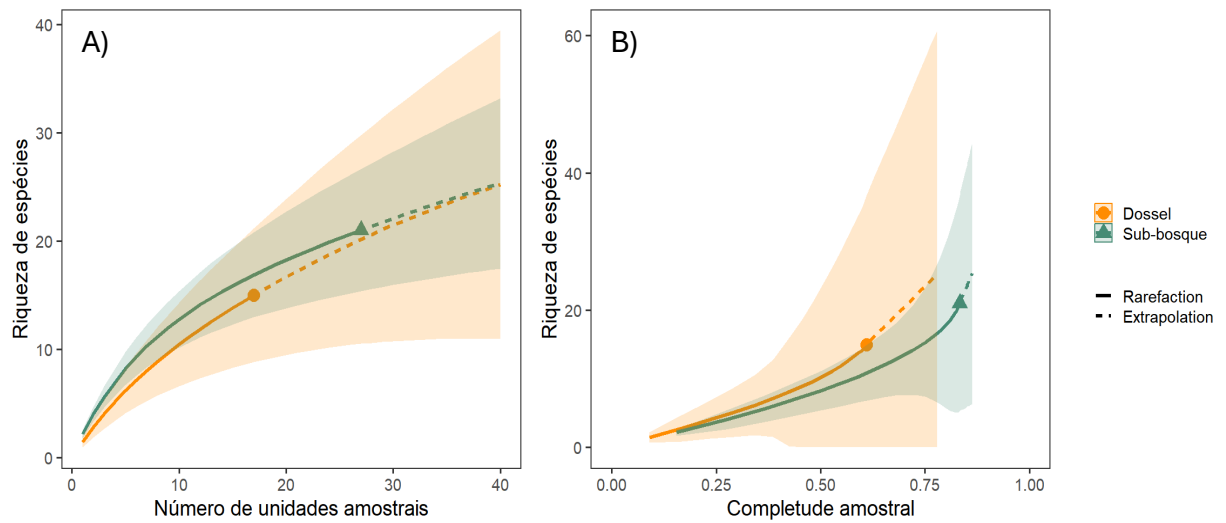


Figura 3. A) Curvas de rarefação do número de espécies em relação ao número de unidades amostrais por estrato. **B)** Curva de completude amostral por estrato florestal. As áreas sombreadas indicam o intervalo de confiança (95%).

II. Influência das variáveis topográficas na riqueza e abundância das borboletas frugívoras

A seleção de modelos indicou que, para a abundância de borboletas frugívoras no sub-bosque, o modelo final mais parcimonioso foi composto pelas variáveis altitude e silte (Tabela 2). Altitude foi a única variável estatisticamente significante no modelo final e foi relevante nos outros modelos. Os VIFs desses modelos foram baixos (altitude = 2.63; silte = 2.63), indicando pouca multicolinearidade no modelo final. A altitude (Figura 4A) apresentou uma relação negativa com a abundância ao longo do gradiente topográfico. Nesse modelo, silte não apresentou relação com a abundância de borboletas (Figura 4B).

Tabela 2. Resultados dos GLMs para a abundância de borboletas frugívoras no sub-bosque. O asterisco é sinal de significância.

Modelo	Altitude	Silte	Inclinação	Vegetação	Deviance	delta AIC
1	-0.021*	0.098	-	-	26.61	-
2	-0.024*	0.114	-0.021	-	25.62	1
3	-0.034*	0.136*	-0.043	-0.671	24.51	1.9

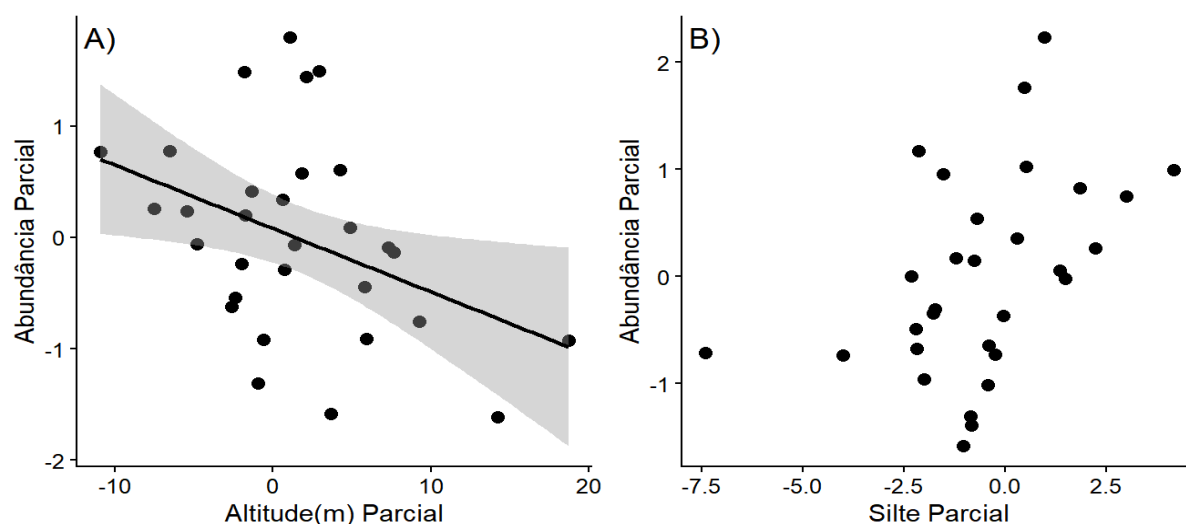


Figura 4. Relação entre a abundância de borboletas frugívoras do sub-bosque e (A) altitude e (B) teor de silte do solo. Os gráficos de parciais representam a relação entre cada variável preditora e a variável resposta, mantendo as demais constantes.

Nenhuma variável preditora esteve relacionada com a riqueza de borboletas frugívoras no sub-bosque (Tabela 3). Apesar da ausência de significância do modelo final, altitude e silte foram as variáveis que apresentaram melhor ajuste, conforme indicado pelo valor de AIC em comparação com os demais modelos.

Tabela 3. Resultados dos GLMs para a riqueza de borboletas frugívoras no sub-bosque.

Modelo	Altitude	Silte	Inclinação	Vegetação	Deviance	Delta AIC
1	-0.018	0.083	-	-	23.88	-
2	-0.019	0.098	-0.013	-	22.94	1.66
3	-0.027	0.109	-0.029	-0.485	22.43	3.15

No dossel, os padrões de abundância e riqueza foram similares, dessa forma, apresentamos somente os resultados de abundância. A seleção de modelos indicou que para a abundância de borboletas no dossel, o modelo mais parcimonioso foi composto pelos preditores altitude e areia (Tabela 4). A análise de multicolinearidade revelou valores de VIF = 4.57 para os dois preditores, estando ainda dentro do limite aceitável. Tanto a altitude como o teor de areia no solo apresentaram uma relação positiva com a abundância (Figura 5A e 5B).

Tabela 4. Resultados dos GLMs para a abundância de borboletas frugívoras no dossel. O asterisco é sinal de significância.

Modelo	Altitude	Areia	Inclinação	Silte	Deviance	AIC
1	0.045*	0.027*	-	-	29.38	-
2	0.044*	0.027*	-0.019	-	29.14	1.75
3	0.045*	0.026	-0.017	-0.014	29.11	3.73

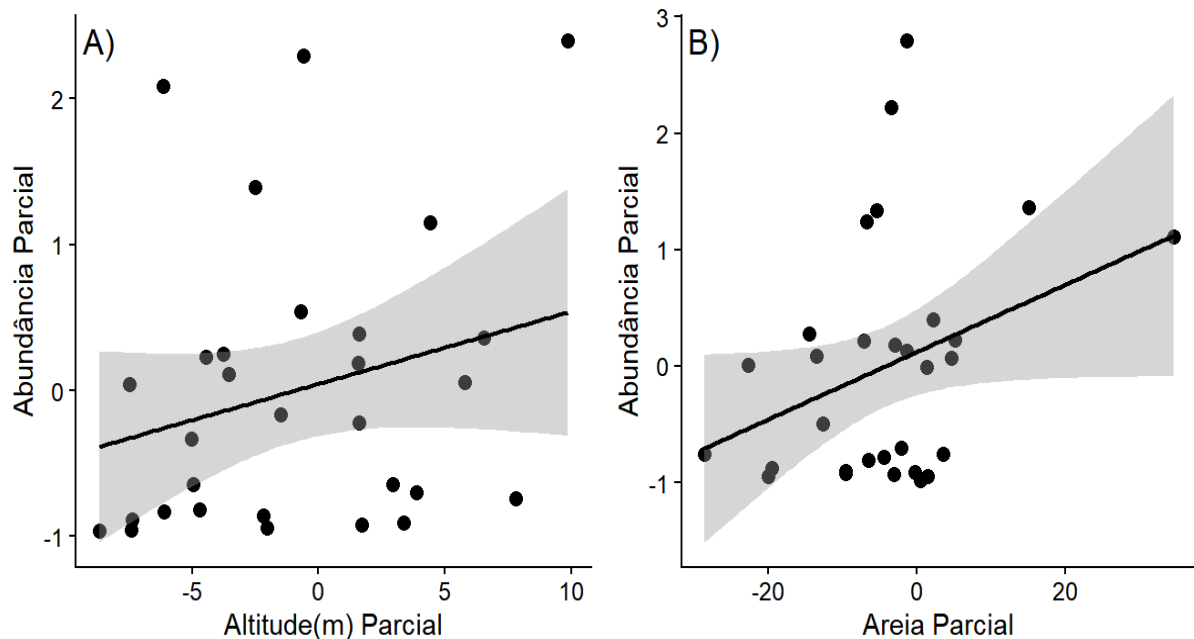


Figura 5. Relação entre a abundância de borboletas no dossel e (A) altitude e (B) teor de areia do solo. Os gráficos de parciais representam a relação entre cada variável preditora e a variável resposta, mantendo as demais constantes.

III. Composição das borboletas frugívoras em relação a topografia e aos estratos florestais

A composição de espécies de borboletas não diferiu entre os ambientes de platô e baixo (Tabela 5). No entanto, a composição de borboletas de cada estrato foi diferente (Tabela 5). Os valores dos resíduos corresponderam a maior parte da variação, indicando que outras variáveis, além da estratificação, podem ser fundamentais para estruturar as comunidades de borboletas. Também detectamos uma sobreposição e proximidade de algumas parcelas entre os estratos, indicando que algumas espécies de borboletas podem ocorrer em ambos os estratos (Figura 6).

Tabela 5. Resultados da PERMANOVA para os efeitos da topografia e dos estratos verticais na composição de borboletas frugívoras. Asterisco indica significância estatística.

Variável preditora	R^2	f	p - valor
Estrato	0.084	3.864	0.001*
Topografia	0.022	1.028	0.413
Residual	0.894	-	-

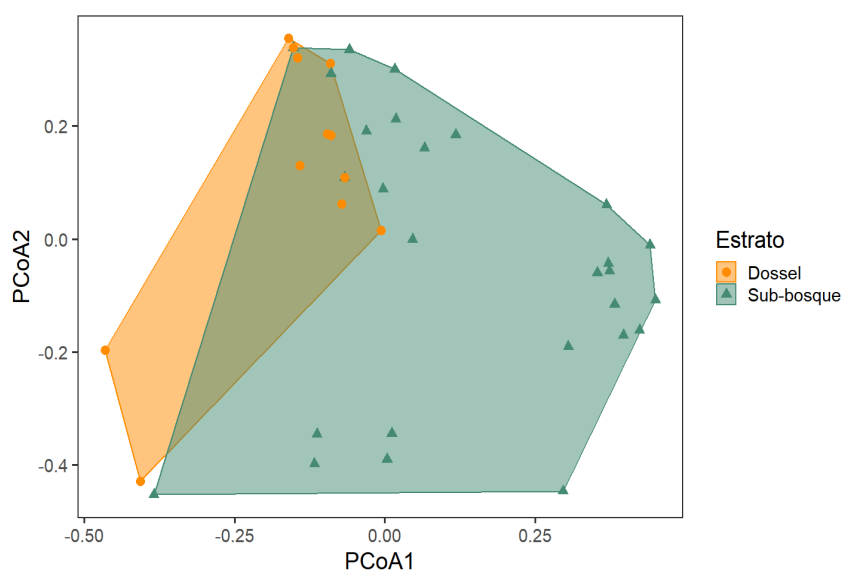


Figura 6. Análise de Coordenadas Principais (PCoA) da composição de borboletas frugívoras nos estratos do sub-bosque e dossel.

O gráfico de ordenação construído com base na distribuição da abundância de borboletas frugívoras nos estratos florestais, indica sete espécies de borboletas que ocorreram em ambos os estratos (Figura 7): *Tigridia acesta*, *H. clytemnestra*, *N. obrinus*, *Catonephele acontius* (Linnaeus, 1771), *Temenis laothoe* (Cramer, 1777), *Zaretis itys* (Cramer, 1777) e *P. claudina*. Além disso, aproximadamente 50% das espécies de borboletas apresentaram distribuições restritas a um estrato (Figura 7).

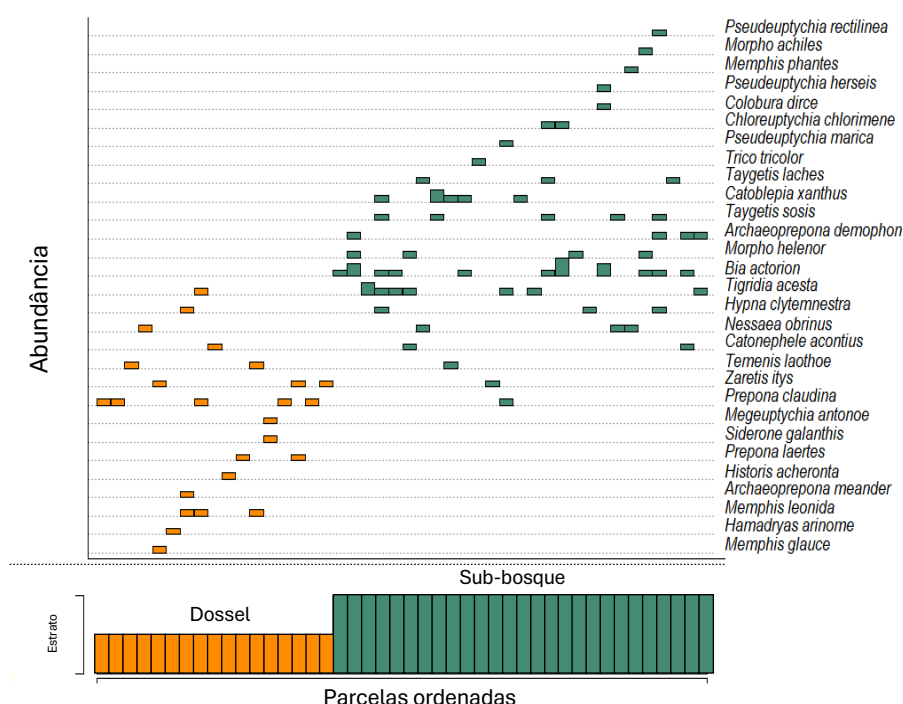


Figura 7. Ordenação das espécies de borboletas frugívoras e a abundância relativa no dossel e sub-bosque.

A altitude ($r = -0.54$), inclinação ($r = -0.41$) e vegetação ($r = -0.48$) não apresentaram multicolinearidade, conforme a matriz de correlação de Pearson e foram mantidas no modelo geral. No sub-bosque, apenas a altitude e inclinação afetaram a composição de borboletas (Tabela 6). No entanto, os valores de R^2 indicam que a influência desses preditores é limitada.

Tabela 6. Resultados da PERMANOVA para os efeitos de variáveis ambientais na composição de borboletas frugívoras no sub-bosque. Asterisco indica significância estatística.

Variável preditora	R^2	f	p - valor
Inclinação	0.072	1.966	0.043*
Altitude	0.079	2.158	0.015*
Vegetação	0.042	1.163	0.291
Resíduos	0.846	-	-

As borboletas do sub-bosque apresentaram distribuições variadas ao longo da topografia. *Pseudeuptychia herseis* (Godart, [1824]), *Colobura dirce* (Linnaeus, 1758), *Chloreuptychia chlorimene* (Hübner, [1819]), *Trico tricolor* (Hewitson, 1850), *Taygetis laches* Fabricius, 1793 e *C. acontius* foram encontradas em ambientes de altitudes mais baixas, enquanto *T. laothoe*, *Memphis phantes* (Hopffer, 1874), *Pseudeuptychia rectilinea* (Brévignon, Rosant, Lamas & Willmott, 2019) e *Morpho achilles* (Linnaeus, 1758) ocorreram predominantemente em áreas de maior altitude (Figura 8A). As demais borboletas possuem uma distribuição variada ao longo do gradiente topográfico (Figura 8B). *Bia actorion*, a espécie mais abundante do estudo, apresenta uma ampla distribuição no gradiente, com uma

concentração maior em uma faixa de altitude entre 58 e 61 metros. *Tigridia acesa* também demonstrou uma distribuição ampla no gradiente. Nenhuma variável preditora esteve correlacionada com a composição de borboletas frugívoras no dossel (Tabela 7).

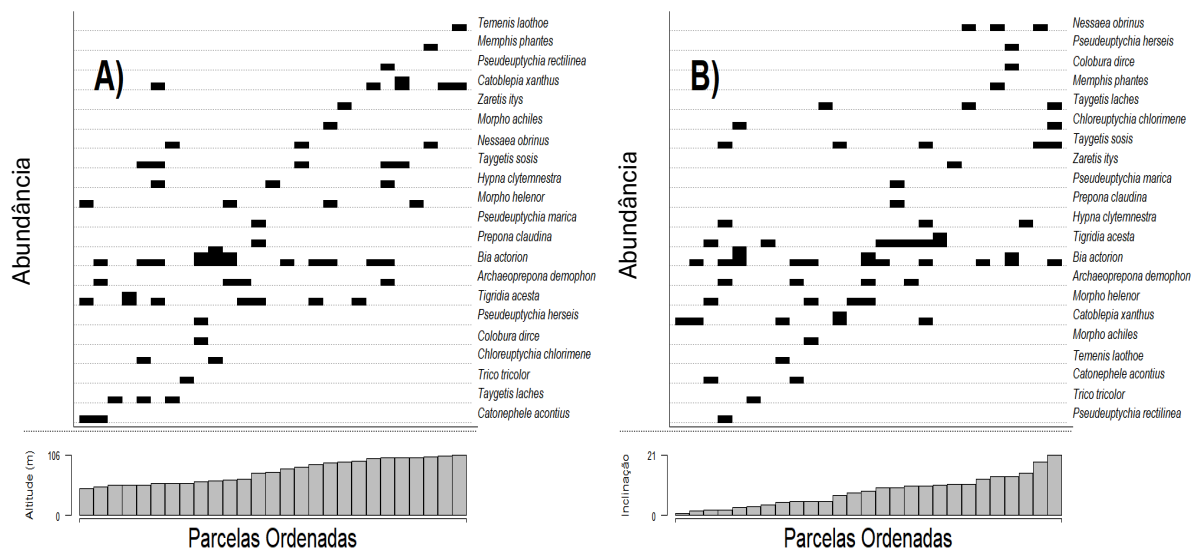


Figura 8. Distribuição da abundância de borboletas frugívoras no sub-bosque em relação às variáveis topográficas: A) Altitude, B) Inclinação do terreno.

Tabela 7. Resultados da PERMANOVA para os efeitos de variáveis ambientais na composição de borboletas frugívoras no dossel.

Variável preditora	R^2	f	p - valor
Inclinação	0.056	0.865	0.562
Altitude	0.039	0.603	0.824
Vegetação	0.063	0.974	0.492
Resíduos	0.851	-	-

DISCUSSÃO

Os resultados indicaram que tanto a abundância quanto a composição das espécies de borboletas variam de acordo com o estrato florestal, com maior número de indivíduos e riqueza registradas no sub-bosque. Entre as variáveis ambientais, altitude e granulometria do solo (silte e areia) foram os principais preditores da abundância de borboletas, embora a riqueza tenha se mostrado menos sensível a essas variações. A composição das assembleias também diferiu entre os estratos, mas não apresentou variação significativa entre ambientes de platô e baixio, sugerindo que a estratificação vertical atua como principal eixo de

diferenciação das assembleias de borboletas frugívoras, enquanto a topografia exerce efeitos mais sutis e dependente do estrato considerado. Esses padrões reforçam a importância de considerar múltiplos gradientes ambientais, especialmente a verticalidade da floresta, na compreensão da diversidade e distribuição de borboletas tropicais.

Embora o número de indivíduos (90) e espécies (29) registrados neste estudo seja relativamente baixo em comparação a outras florestas tropicais (taxa de 0,02 espécies por armadilha/dia), esses valores são coerentes com os padrões previamente documentados na Reserva Ducke. Graça *et al.* (2015) também relataram baixa densidade de borboletas frugívoras na região, com 44 indivíduos e 19 espécies coletadas em armadilhas no sub-bosque, com um esforço amostral de 1200 armadilhas-dia (taxa de 0,015). Em contraste, levantamentos realizados em outras áreas da Amazônia relataram valores significativamente mais elevados. Por exemplo, Ramos (2000) na região oriental da Amazônia, registou 3544 indivíduos e 90 espécies, com esforço amostral de 2016 armadilhas-dia (taxa = 0,044). Na Amazônia central, Riberio e Freitas (2012) coletaram 1091 indivíduos de 68 espécies, com esforço amostral de 4800 armadilhas-dia (taxa de 0,014 espécies/armadilha-dia). Portanto, os resultados aqui obtidos reforçam a singularidade ecológica da Reserva Ducke no contexto amazônico.

Embora as curvas de rarefação não tenham atingido uma assíntota, padrão comum em grupos diversos como as borboletas frugívoras (Devries *et al.*, 1997), a curva de completude amostral indicou que a assembleia de espécies nos estratos de sub-bosque e dossel foi razoavelmente representada. Fatores externos como a presença de roedores nas armadilhas, chuvas intensas fora de época e impactos antrópicos, como queimadas e a alta densidade de fumaça na região durante a amostragem podem ter afetado a atividade e deslocamento de algumas espécies (Tan *et al.*, 2018). Mesmo assim, nossos resultados foram similares a amostragem realizada em 2013 (Graça *et al.*, 2015), sugerindo que esses fatores não devem ter afetado as amostragens.

A subfamília Satyrinae foi a mais abundante e diversa, um padrão frequentemente observado em florestas tropicais (Devries e Walla, 2001; Uehara-Prado *et al.*, 2007; Oliveira *et al.*, 2021). Grande parte das borboletas da subfamília Satyrinae possui forte associação como sub-bosque. Esse estrato possui um ambiente sombreado e úmido em que essas borboletas voam próximo aos solos, suas plantas hospedeiras como gramíneas e bambus estão presentes em abundância, esse estrato possui maior estabilidade microclimática que favorece a presença desses indivíduos no mesmo local por longos períodos (Brown e Hutchings, 1997). No dossel, a subfamília Charaxinae foi a mais abundante, padrão que tem sido

observado em outros trabalhos na Amazônia brasileira (Ribeiro e Freitas, 2012; Barlow *et al.*, 2007). As borboletas desse grupo apresentam comportamento que as tornam bem adaptadas no estrato, com voo rápidos e potentes que facilita o deslocamento entre as copas e a defesa de territórios. O dossel oferece uma combinação de recursos alimentares e pontos de “perching”, que são locais utilizados para vigilância territorial (Devries, 1987; Graça *et al.*, 2017).

A abundância de borboletas no sub-bosque diminuiu com o aumento da altitude. Esse padrão sugere que as áreas de baixio favorecem as borboletas frugívoras, possivelmente devido à maior variabilidade na disponibilidade de recursos próximos a cursos d’água (Schietti *et al.*, 2013). O baixio é frequentemente utilizado por outros frugívoros, como morcegos (Pereira *et al.*, 2019) e primatas (Kinap *et al.*, 2021), atraídos pela maior oferta de frutos. No entanto, para primatas, essa relação depende da estação e das características ambientais locais. A relação entre a abundância de borboletas frugívoras e a altitude pode refletir a estruturação geral do ambiente nos baixios, onde a combinação de característica como a disponibilidade de recursos e condições microclimáticas favorece uma abundância maior em comparação aos platôs.

A disponibilidade de água subterrânea pode influenciar a composição das comunidades de diferentes maneiras. O lençol freático pode atuar como um fator importante para as comunidades de formigas, aumentando a abundância de espécies generalistas e diminuindo a diversidade funcional das espécies (Baccaro *et al.*, 2013). Além disso, a maior substituição de espécies plantas está relacionada a proximidade do lençol freático (Schietti *et al.*, 2013). No entanto, em nosso estudo foi observado que a comunidade de borboletas frugívoras não são influenciadas diretamente pela distância vertical ao lençol freático, sugerindo que as espécies podem estar mais relacionadas com a disponibilidade de alimento e estrutura geral do habitat, do que com a disponibilidade de água.

No sub-bosque, nenhuma das variáveis preditoras apresentou relação com a riqueza de borboletas frugívoras. É possível que a escassez de espécies dificulte estabelecer relações precisas entre a distribuição das borboletas e as variáveis ambientais analisadas. Essa baixa representatividade populacional reduz a capacidade de detectar padrões ecológicos, tornando qualquer tendência mais sutil e menos perceptível. Além disso, as espécies mais abundantes apresentam ampla distribuição no gradiente ambiental, o que pode esconder possíveis associações com outras variáveis como o microclima e interações ecológicas que podem ser importantes na estruturação da comunidade.

O dossel é um ambiente mais dinâmico que o sub-bosque, e curiosamente a abundância e riqueza de borboletas frugívoras aumentaram com o incremento tanto da altitude quanto do teor de areia do solo. Embora esses dois fatores não coincidam espacialmente, já que os maiores teores de areia ocorrem em áreas de baixio e as maiores altitudes em áreas de platô (Chauvel *et al.*, 1987), ambos parecem refletir aspectos distintos da estrutura e qualidade do habitat. Frugívoros, de modo geral, tendem a se concentrar em baixios, onde há maior disponibilidade de recursos alimentares (Pereira *et al.*, 2019, Kinap *et al.*, 2021). Nessas áreas, caracterizadas por solos arenosos, a floresta é mais aberta e possui menor biomassa arbórea (Chauvel *et al.*, 1987; Castilho *et al.*, 2006), o que pode favorecer certas espécies no dossel, ao facilitar o deslocamento ou acesso aos frutos disponíveis tanto nas copas das árvores quanto aquelas que caem no chão. Por outro lado, o aumento da abundância em áreas mais elevadas pode estar associado à maior complexidade estrutural do dossel nos platôs, caracterizada por sua maior altura, continuidade e densidade foliar (Luizão *et al.*, 2004). Essas características podem favorecer diversos processos ecológicos, como a reprodução e oviposição além de proporcionar abrigo seguro contra predadores e suporte para comportamentos territoriais.

Estudos anteriores demonstram que a composição de borboletas frugívoras varia entre o sub-bosque e o dossel em florestas tropicais (Devries, 1988; Schulze *et al.*, 2001; Barlow *et al.*, 2007; Graça *et al.*, 2017; Ribeiro e Freitas, 2012; Santos *et al.*, 2017; Oliveira *et al.*, 2023). No entanto, algumas espécies apresentam alta mobilidade vertical, transitando entre os estratos em busca de recursos e condições microclimáticas mais favoráveis (Lourenço *et al.*, 2022), o que pode gerar certa sobreposição da composição da comunidade (DeVries *et al.*, 1997). No presente estudo, as variáveis topográficas altitude e inclinação explicaram uma pequena parcela da variação na composição de espécies no sub-bosque. Esses resultados indicam que o gradiente topográfico atua de forma indireta na estruturação das assembleias de borboletas, padrão semelhante observado para plantas, formigas e microartrópodes do solo (Costa *et al.*, 2005; Oliveira *et al.*, 2009; Moraes *et al.*, 2011). A interação entre variáveis topográficas pode favorecer a formação de micro-habitas ao longo do gradiente que possibilita a coexistência de espécies com diferentes exigências ecológicas. No entanto, algumas espécies apresentaram uma distribuição ampla ao longo de todo gradiente topográfico, como *B. actorion*. Esse padrão pode estar relacionado a sua interação inseto-planta com a palmeira do gênero *Geonoma*, que também possui ampla distribuição nos diferentes tipos de ambientes (Freitas *et al.*, 2002; Souza *et al.*, 2023).

CONCLUSÃO

A estratificação vertical da floresta é um fator determinante na diferenciação dessa comunidade, enquanto os efeitos da topografia são mais sutis e dependem do estrato considerado. Esses achados reforçam a complexidade da organização ecológica em ambientes tropicais e a importância de considerar múltiplos gradientes ambientais (horizontal e vertical) em análises de distribuição de invertebrados. Nossos resultados explicam apenas parte da variação observada, indicando que estudos futuros podem focar em aspectos como variações climáticas, sazonalidade, interações de predação e impactos antrópicos externos que afetam a reserva, possibilitando uma visão mais abrangente dos processos ecológicos que modulam essa comunidade.

REFERÊNCIAS

- Anderson, B.A. 1981. White-Sand Vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica*, 13(3): 199-210.
- Baccaro, F.B.; Drucker, D.P.; Vale, J.; Oliveira, M.L.; Magalhães, C.; Lepsch-Cunha, L.; Magnusson, W.E. 2008. A reserva Ducke. In: Oliveira, M. L; Baccaro, F.B.; Braga-Neto, R. Magnusson, W. E. (Eds). *Reserva Ducke: A biodiversidade amazônica através de uma grade*. Editora INPA, Manaus, Amazonas. 11-20 pp.
- Baccaro, F.B.; Rocha, I.F.; del Aguila, B.E.; Schietti, J.; Emilio, T.; Pinto, J.L.P.D.V. Lima, A. P.; Magnusson, W. E. 2013. Changes in ground-dwelling ant functional diversity are correlated with water-table level in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica*, 45(6): 755-763.
- Barbosa, M.D.G.V.; Fonseca, C.R.V.D.; Hammond, P.M.; Stork, N. E. 2002. Diversidade e similaridade entre habitats com base na fauna de Coleoptera de serrapilheira de uma floresta de terra firme da Amazônia Central. *Proyecto de Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática-PrIBES*, 2: 69-83.
- Barlow, J.O.S.; Overal, W.L.; Araujo, I.S.; Gardner, T.A.; Peres, C.A. 2007. The value of primary, secondary and plantation forests for fruit-feeding butterflies in the Brazilian Amazon. *Journal of Applied Ecology*, 44(5): 1001-1012.
- Basset, Y.; Aberlenc, H.P.; Delvare, G. 1992. Abundance and stratification of foliage arthropods in a lowland rain forest of Cameroon. *Ecological Entomology*, 17: 310-318.
- Bispo, P.C.; Valerino, M.M.; Kuplich, T.M. 2007. Análise geomorfométrica como subsídio ao mapeamento da vegetação. In: *Anais XIII Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto*. INPE. p. 1607-1613.
- Bristow, C.R. 1981. A revision of the brassoline genus *Catoblepia* (Lepidoptera: Rhopalocera). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 72(2): 117-163.
- Brown Jr, K.S.; Hutchings, R.W. 1997. Disturbance, Fragmentation, and the Dynamics of Diversity in Amazonian Forest Butterflies. In: Laurance, W.F.; Bierregaard Jr., R.O. (Eds). *Tropical Forest Remnants – Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities*. The University of Chicago, Chicago, USA. 616 pp.
- Brown Jr., K.S. 2005. Geologic, evolutionary, and ecological bases of the diversification of neotropical butterflies: implications for conservation. In: Dick, C.W.; Moritz, G. (Eds). *Tropical Rainforest: Past, Present, and future*. The University of Chicago Press, Chicago, USA. 662pp.
- Bueno, A.S.; Bruno, R. S.; Pimentel, T.P.; Sanaiotti, T. M.; Magnusson, W.E. 2012. The width of riparian habitats for understory birds in an Amazonian forest. *Ecological Applications*, 22: 722-734.
- Burnham, K.P.; Anderson, D.R. 2002. *Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer-Verlag, NY, USA. 512 pp.

- Castilho, C.V.; Magnusson, W.E.; Araújo, R.N.O.; Luizão, R.C.C.; Luizão, F.J.; Lima, A.P.; Higuchi, N. 2006. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. *Florest ecology and Management*, 234 (1-3): 85-96.
- Chao, A.; Gotelli, N.J.; Hsieh, T.C.; Sander, E.L.; Ma, K.H.; Colwell, R.K.; Ellison, A.M. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1): 45-67.
- Chauvel, A. 1982. Os latossolos amarelos, álicos, argilosos dentro dos ecossistemas das bacias experimentais do INPA e da região vizinha. *Acta Amazonica*, 12: 47-60.
- Chauvel, A.; Lucas, Y.; Boulet, R. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia*, 43: 234-241.
- Costa, F.R.C.; Magnusson, W. E.; Luizao, R. C. 2005. Mesoscale distribution patterns of Amazonian understorey herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology*, 93(5): 863-878.
- Dambros, C. 2014. Poncho. R. figshare. Software. (<https://doi.org/10.6084/m9.figshare.753347.v03>). Accessed on 01/05/2025.
- Devries, P.J. 1985. Hostplants records and natural history notes on Costa Rican Butterflies (Papilionidae, Pieridae & Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 24(4): 290-333.
- Devries, P.J. 1987. *The butterflies of Costa Rica and their natural history: Papilionidae, Pieridae, and Nymphalidae*. Princeton University Press, Princeton. NJ, USA. 228pp.
- Devries, P.J. 1988. Vertical stratification of fruit feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican rainforest. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 26: 98-108.
- Devries, P.J.; Murray, D.; Lande, R. 1997. Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biological journal of the Linnean Society*, 62(3): 343-364.
- Devries; P.J.; Walla, T.R. 2001. Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 74: 1-15.
- Dias, F.M.S.; Casagrande, M.M.; Mielke, O.H.H. 2011. External morphology and ultra-structure of eggs and first instar of *Prepona laertes laertes* (Hübner, [1811]), with notes on host plant use and taxonomy. *Journal of Insect Science*, 11(1):1-10.
- Dias, F.M.S.; Casagrande, M.M.; Mielke, O.H.H. 2012. Taxonomic notes on the leafwing butterflies *Memphis leonida* (Stoll) and *Memphis editha* (Comstock), stat. nov. (Lepidoptera: Nymphalidae: Charaxinae). *Zootaxa*, 3343: 16-30.
- Dias, F.M.S.; Oliveira-Neto, J.F.D.; Casagrande, M.M.; Mielke, O.H.H. 2015. External morphology of immature stages of *Zaretis strigosus* (Gmelin) and *Siderone galanthis catarina* Dottax and Pierre comb. nov., with taxonomic notes on *Siderone* (Lepidoptera: Nymphalidae: Charaxinae). *Revista brasileira de Entomologia*, 59 (4): 307-319.

- Dias-Lima, A.; Bermúdez, E.C.; Medeiros, J.F.; Sherlock, I. 2002. Estratificação vertical da fauna de flebótomos (Diptera, Psychodidae) numa floresta primária de terra firme da Amazônia Central, Estado do Amazonas, Brasil. *Caderno Saúde Pública*, 18(3): 823-832.
- Drucker, D.P.; Costa, F.R.C.; Magnusson, W.E. 2008. How wide is the riparian zone of small streams in tropical forests? A test with terrestrial herbs. *Journal of Tropical Ecology*, 24(1): 65-74.
- Ferrer-Paris, J.R.; Sanchez-Mercado, A.; Vilorio, A.L.; Donaldson, J. 2013. Congruence and diversity of butterfly-host plant associations at higher taxonomic levels. *PLoS One*, 8(5): 1-15.
- Flores, B.M.; Holmgren, M.; Xu, C.; Van Nes, E.H.; Jakovac, C.C.; Mesquita, R.C.G.; Scheffer, M. 2017. Floodplains as an Achilles' heel of Amazonian forest resilience. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(17): 4442-4446.
- Fox, J.; Weisberg, S. 2019. *An R Companion to Applied Regression*, Third edition. Sage, Thousand Oaks CA. (<https://www.john-fox.ca/Companion/>). Accessed on 01/05/2025.
- Freitas, A.V.; Murray, D.; Brown, K.S. 2002. Immatures, natural history and the systematic position of *Bia actorion* (Nymphalidae). *Journal-Lepidopterists Society*, 56(3): 117-122.
- Freitas, A.V.L.; Iserhard, C.A.; Santos, J.P.; Carreira, J.Y.O.; Ribeiro, D.B.; Melo, D.H.A.; Rosa, A.H.B.; Marini-filho, O.J.; Accacio, G.M.; Uehara-prado, M. 2014. Studies with butterfly bait traps: an overview. *Revista Colombiana de Entomología*, 40(2): 203-212.
- Gareca, Y.; Blandin, P. 2011. *Morpho (Morpho) helenor* (Cramer) (Lepidoptera, Nymphalidae, Morphinae) in Bolivia: Geographical distribution and ecological plasticity, with a description of a new subspecies. *Zootaxa*, 3130(1): 30-56.
- Graça, M.B.; Morais, J.W.; Franklin, E.; Pequeno, P.A.; Souza, J.L.; Bueno, A.S. 2015. Combining taxonomic and functional approaches to unravel the spatial distribution of an Amazonian butterfly community. *Environmental Entomology*, 45(2): 301-309.
- Graça, M.B.; Pequeno, P.A.C.L.; Franklin, E.; Morais, J.W. D. 2017. Coevolution between flight morphology, vertical stratification and sexual dimorphism: what can we learn from tropical butterflies?. *Journal of Evolutionary Biology*, 30(10): 1862-1871.
- Haugaasen, T.; Peres, C. A. 2005. Mammal assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *Journal of Tropical Ecology*, 21(2): 133-145.
- Hopkins, M. J. G. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil. *Rodriguésia*, 56: 09-25.
- Hsieh, T.C.; Ma, K.H.; Chao, A. 2024. *iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity*. R package version 3.0.1. (<http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software-download/>). Accessed on 01/05/2025.
- Julião, G. R. 2007. *Riqueza e abundância de insetos galhadores associados ao dossel florestas de terra firme, várzea e igapó da Amazônia Central*. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas. 158pp.

- Junk, W.J. 2020. Condições físico-químico da água na várzea da Amazônia Central. In: Junk, W. J.; Piedade, M. T. F.; Wittmann, F.; Schöngart J. (Eds). *Várzeas amazônicas: desafios para um manejo sustentável*. Editora INPA, Manaus, AM, BR. 66-77 pp.
- Kinap. N.M.; Nagy-Reis, M.; Bobrowiec, P.E.D.; Gordo, M.; Spironello, W.R. 2021. Influence of topography gradient and seasonality on primate habitat use in Central Amazonia. *Mammalian Biology*, 101: 251-259.
- Llorente-Bousquets, J.; Descimon, H.; Johnson, K. 1993. Taxonomy and biogeography of *Archaeoprepona demophoon* in Mexico, with description of a new subspecies (Lepidoptera: Nymphalidae: Charaxinae). *Tropical Lepidoptera Research* 4(1): 31-36
- Lourenço, G.M.; Dáttilo, W.; Ribeiro, S.P.; Freitas, A.V.L. 2022. Biological Aspects and Movements of Neotropical Fruit-Feeding Butterflies. *Neotropical Entomology*, 51: 43-53.
- Luizão, R.C.C.; Luizão, F.J.; Paiva, R.Q.; Monteiro, T.F.; Souza, L.S.; Kruijt. B. 2004. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. *Global Change Biology*, 10: 592-600.
- Magnusson, W.E.; Lima, A.P.; Luizão, R.; Luizão, F.; Costa, F.R.C.; Castilho, C.V.; Kinupp, F. V. 2005. RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota neotropical*, 5: 19-24.
- Magnusson. W.; Braga-Neto. R.; Pezzini. F.; Baccaro. F.; Beegallo. H.; Penha. J.; Rodrigues. D.; Verdade. L.C.; Lima. A.; Albernaz. A.L.; Hero. J.; Castilho. C.; Drucker. D.; Franklin. E.; Mendonça. F.; Costa. F.; Galdino. G.; Castley. G.; Zuanon. J.; Cunha. C.N. 2013. *Biodiversity and Integrated Environmental Monitoring*. PPBio INPA, Manaus, AM, BR. 351pp.
- Menin, M.; Lima, A.; Magnusson, W.; Waldez, F. 2007. Topographic and edaphic effects on the distribution of terrestrially reproducing anurans in Central Amazonia: Mesoscale spatial patterns. *Journal of Tropical Ecology*, 23(5): 539-547.
- Moraes, J.; Franklin, E.; Morais, J.W.; de Souza, J.L.P. 2011. Species diversity of edaphic mites (Acari: Oribatida) and effects of topography, soil properties and litter gradients on their qualitative and quantitative composition in 64 km² of forest in Amazonia. *Experimental and Applied Acarology*, 55: 39-63.
- Murillo-Hiller, L.R. 2012. Phylogenetic analysis of the subtribe Ageroniina with special emphasis on *Hamadryas* (Lepidoptera, Nymphalidae) with an identification key to the species of *Hamadryas*. *International Scholarly Research Notices*, 2012(1): 1-17.
- Nakahara, S.; Willmott, K.R.; MacDonald, J.R.; Thurman, A. 2021. Description of an enigmatic new species of *Chloreuptychia* Forster, 1964 from Panama (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Tropical Lepidoptera Research*, 31(3): 145-150.
- Nieves-Urbe, S.; Llorente-Bousquets, J.; Flores- Gallardo, A. 2024. Exochorionic morphology in four genera of Coeini: *Pycina*, *Historis*, *Smyrna*, and *Tigridia* (Nymphalidae: Nymphalinae). *Zootaxa*, 5512 (3): 301–342.
- Nobre, R.A.; Kinouchi, M.C.; Constantino, P.A.L.; Pereira, R.C.; Uehara-Prado, M. 2014. *Monitoramento da biodiversidade: roteiro metodológico de aplicação*. ICMBio, Brasília, BR. 40 pp.

Novotny, V.; Basset, Y.; Miller, S.E.; Weiblen, G.D.; Bremerk, B.; Cizek, L.; Drozd, P. 2002. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature*, 416 (6883): 841-844.

Oksanen, J.; Simpson, G.; Blanchet, F.; Kindt, R.; Legendre, P.; Minchin, P.; O'Hara, R.; Solymos, P.; Stevens, M.; Szoecs, E.; Wagner, H.; Barbour, M.; Bedward, M.; Bolker, B.; Borcard, D.; Carvalho, G.; Chirico, M.; De Caceres, M.; Durand, S.; Evangelista, H.; FitzJohn, R.; Friendly, M.; Furneaux, B.; Hannigan, G.; Hill, M.; Lahti, L.; McGlinn, D.; Ouellette, M.; Ribeiro Cunha, E.; Smith, T.; Stier, A.; Ter Braak, C.; Weedon, J.; Borman, T. 2025. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.6-10. (<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>). Accessed on 01/05/2025.

Oliveira, I.F.; Baccaro, F.B.; Werneck, F.P.; Haugaasen, T. 2023. Seasonal flooding decreases fruit-feeding butterfly species dominance and increases spatial turnover in floodplain forests of central Amazonia. *Ecology and Evolution*, 13: 1-13.

Oliveira, I.F.; Baccaro, F.B.; Werneck, F.P.; Zacca, T.; Haugaasen, T. 2021. Marked Differences in Butterfly Assemblage Composition between Forest Types in Central Amazonia, Brazil. *Forests*, 12(7): 942.

Oliveira, P.Y.; Souza, J.L.P.; Baccaro, F.B.; Franklin, E. 2009. Ant species distribution along a topographic gradient in a "terra-firme" forest reserve in Central Amazonia. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 44 (8): 852-860.

Ortiz-Acevedo, E.; Bonfanti, D.; Casagrande, M.; Mielke, O.H.H.; Espeland, M.; Willmott, K.R. 2017. Using molecules and morphology to unravel the systematics of neotropical preponine butterflies (Lepidoptera: Charaxinae: Preponini). *Insect Systematics and Diversity*, 1(1): 48-56.

Penz, C.M.; Casagrande, M.M.; Devries, P.; Simonsen, T.J. 2017. Documenting diversity in the Amazonian butterfly genus *Bia* (Lepidoptera, Nymphalidae). *Zootaxa*, 4258 (3): 201-237.

Pereira, L.G.A.; Capaverde Jr., U.D.; Tavares, V.C.; Magnusson, W.E.; Bobrowiec, P.E.D.; Baccaro, F.B. 2019. From a bat's perspective, protected riparian areas should be wider than defined by Brazilian laws. *Journal of Environmental Management*, 232: 37-44.

Pereira, M.J.R.; Marques, J.T.; Santana, J.; Santos, C.D.; Valsecchi, J.; Queiroz, H.L.; Beja, P.; Palmeirim, J.M. 2009. Structuring of Amazonian bat assemblages: the roles of flooding patterns and floodwater nutrient load. *Journal of Animal Ecology*, 78: 1163–1171.

Piedade, M.T.F.; Lopes, A.; Demarchi, L.O.; Cruz, J. W. 2020. Os campos naturais e as planícies de inundação amazônica e suas utilizações. In: Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart J. (Eds). *Várzeas amazônicas: desafios para um manejo sustentável*. Editora INPA, Manaus, AM, BR. 66-77 pp.

Porto, M.L.; Longhi, H.M.; Citandini, V.; Ramos, R.F.; Mariathh, J.E.A. 1976. Levantamento fitossociológico em áreas de mata de baixio na estação experimental de Silvicultura Tropical – INPA – Manaus- Amazonas. *Acta Amazônica*, 6(3): 301-318.

Prance. G. T. 1996. Islands in Amazonia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 351(1341): 823-833.

Puig, H. 2008. *A floresta tropical úmida*. UNESP: Imprensa Oficial do Estado de São Paulo, SP, BR. 496 pp.

R Core Team. 2025. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. (<https://www.R-project.org/>). Accessed on 01/05/2025.

Ramos, F.A. 2000. Nymphalid butterfly communities in an amazonian forest fragment. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 35(1): 29-41.

Rennó, C.D.; Nobre, A.D.; Cuartas, L.A.; Soares, J.V.; Hodnett, M.G.; Tomasella, J.; Waterloo, J.T. 2008. HAND, a new terrain descriptor using SRTM-DEM: Mapping terra-firme rainforest environments in Amazonia. *Remote Sensing of Environment*, 112(9): 3469-3481.

Ribeiro, D.B.; Freitas, A.V.L. 2012. The effect of reduced-impact logging on fruit-feeding butterflies in Central Amazon, Brazil. *Journal of Insects Conservation*, 16: 733–744.

Ribeiro, J.E.L.S.; Hopkins, M.J.G.; Vicentini, A.; Sothers, C.A.; Costa, M.A.S.; Brito, J.M.; Souza, M.A.D.; Martins, L.H.P.; Lohmann, L.G.; Assunção, P.A.C.L.; Pereira, E.C.; Silva, C.F.; Mesquita, M.R.; Procópio, L.C. 1999. *Flora da Reserva Ducke. Guia de Identificação das Plantas Vasculares de uma Floresta de Terra-firme na Amazônia Central*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, AM, BR. 793pp.

Rydon, A. 1964. Notes on the use of butterfly traps in East Africa. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 18(1): 51-58.

Santos, J.P.; Iserhard, C.A.; Carreira, J.Y.O.; Freitas, A.V.L. 2017. Monitoring fruit-feeding butterfly assemblages in two vertical strata in seasonal Atlantic Forest: temporal species turnover is lower in the canopy. *Journal of Tropical Ecology*, 33: 345-355.

Sarges, R.R.; Silva, T.M.; Riccomini, C. 2011. Caracterização do relevo da região de Manaus, Amazônia Central. *Revista Brasileira De Geomorfologia*, 12(1): 95-104.

Schietti, J.; Emilio, T.; Rennó, C.D.; Drucker, D.P.; Costa, F.R.C.; Nogueira, A.; Baccaro, F.B.; Figueiredo, F.; Castilho, C.V.; Kinupp, V.; Guillaumet, J.; Garcia, A.R.M.; Lima, A.P.; Magnusson, W.E. 2013. Vertical distance from drainage drives floristic composition changes in an Amazonian rainforest. *Plant Ecology & Diversity*, 7(1-2): 241-253.

Schulze, C.H.; Linsenmair, K.E.; Fiedler, K. 2001. Understorey versus canopy: patterns of vertical stratification and diversity among Lepidoptera in a Bornean rain forest. In: Linsenmair, K.E.; Davis, A.J.; Fiala, B.; Speight, M.R. (Eds). *Tropical Forest Canopies: Ecology and Management: Proceedings of ESF Conference*. Springer Netherlands, Oxford, UK. 113-152 pp.

Souza, M.C.; Mendonça, M.S.; Hopkins, M.J.G.; Pinheiro, F.; Salatino, A.; Brasilerio-Vidal, A.C.B.; Vasconcelos, S.; Ferreira, E.J.L. 2023. Species diversity of edaphic mites (Acari: Oribatida) and effects of topography, soil properties and litter gradients on their qualitative and quantitative composition in 64 km² of forest in Amazonia. *Experimental and Applied Acarology*, 55: 39-63.

- Steege, H.T.; Rainfor. 2010. Contribution of current and historical processes to patterns of tree diversity and composition in the Amazon. *In*. Hoorn, C.; Wesselingh, F.P. (Eds). *Amazonia, landscape and species evolution: a look into the past*. Wiley, Blackwell, Oxford, UK. 349-359pp.
- Tan, Y.Q.; Dion, E.; Monteiro, A. 2018. Haze smoke impacts survival and development of butterflies. *Scientific Reports*, 8 (15667): 1- 10.
- Teixeira, P.C.; Donagemma, G.K.; Fontana, A.; Texeira, W.G. 2017. *Manual de métodos de análise de solo*. Embrapa, Brasília, BR. 574 pp.
- Tello, J.C.R. 1995. *Aspectos fitossociológicos das comunidades vegetais de uma topossequência da Reserva Florestal Ducke do INPA*. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas. 335pp.
- Uehara-Prado, M.; Brown Jr, K.S.; Freitas, A.V.L. 2007. Species richness, composition and abundance of fruit-feeding butterflies in the Brazilian Atlantic Forest: comparison between a fragmented and a continuous landscape. *Global Ecology and Biogeography*, 16(1): 43-54.
- Vane-Wright, R.I. 1979. The coloration, identification and phylogeny of *Nessaea* butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, 38(2): 27-56.
- Velleman, P.F.; Welsch, R.E. 1981. Efficient Computing of Regression Diagnostics. *The american Statistician*, 35(4): 234-242.
- Warren, A. D.; Davis, K. J.; Stangeland, E. M.; Pelham, J. P.; Willontt, K. R.; Grishin, N. V. 2024. Illustrated Lists of American Butterflies. (<http://www.butterfliesofamerica.com>). Accessed on 20/05/2025.
- Wickham. H. 2016. *Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag NY, USA.
- Willmott, K.R.; Constantino, L.M.; Hall, J P.W. 2001. Review of *Colobura* (Lepidoptera: Nymphalidae) with Comments on Larval and Adult Ecology and Description of a Sibling Species. *Entomological Society of America*, 96(2): 185:196.
- Willmott, K.R.; Hall, J.P.W. 2004. Taxonomic notes on the genus *Zaretis*, with the description of a new spececies (Lepidoptera: Nymphalidae: Charaxinae). *Tropical Lepidoptera*, 12(1-2): 29-34.